Die Dekapodenspermien und die Stellung der Eucyphidea (Garneelen) im Stammbaum der dekapoden Crustaceen

Von

Karl Grobben

wirkl. Mitglied d. Akad. d. Wiss.

(Mit 2 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 25. Oktober 1934)

In einer Abhandlung haben Beurlen und Glaessner (2) in übersichtlicher Form die Ergebnisse ihrer auf breiter paläontologischer Basis gegründeten Untersuchungen mitgeteilt, die zu einer Revision des Systems der dekapoden Crustaceen führten. Die beiden Autoren teilen die dekapoden Crustaceen in zwei Untergruppen *Trichelida* und *Heterochelida* ein. In der ersten Untergruppe werden die Penaeiden, Stenopiden und die *Astacura* zusammengefaßt, in die zweite die Glypheiden und Pemphiciden mit den aus ihnen hervorgegangenen Stämmen eingeordnet; von den Glypheiden werden die Thalassiniden, Paguriden und Eucyphiden abgeleitet, von den Pemphiciden die Eryoniden, Scyllariden, Galatheiden und Brachyuren.

Wie aus dieser Gruppierung hervorgeht, erscheint die sonst unterschiedene Dekapodengruppe der *Natantia* aufgelöst. Die *Natantia*-Formen *Penaeidae* und *Eucyphidea* sind nach Beurlen und Glaessner aus verschiedenen Wurzeln entstanden, und zwar wird die Gruppe der *Eucyphidea* (Carididen, Garneelen) nicht wie sonst von Penaeiden, sondern von primitiven Vertretern der Thalassiniden abgeleitet. Begründet wird diese Ableitung einmal damit, daß die Eucyphiden erst im Malm (Oberjura) fossil zu finden sind, während die Penaeiden bis in die untere Trias, die Thalassiniden bis in den Jura zurückzuverfolgen sind. Da aber die fossilen Reste von Eucyphiden immerhin dürftig sind, müßte sich nach Beurlen und Glaessner die stammesgeschichtliche Untersuchung weitgehend auf rezente Formen stützen.

Gegen die Ableitung der Eucyphiden von Penaeiden wird auf das konstante Vorkommen von Scheren an den drei ersten Brustfüßen und das Fehlen der Stylamblys, nach der Ansicht von Beurlen und Glaessner stabile Charaktere der Tricheliden, zu denen die Penaeiden gerechnet werden, Wert gelegt, während bei den Eucyphiden an höchstens zwei Brustfußpaaren Scheren auftreten und eine Stylamblys an den Abdominalfüßen vorhanden ist. Im Kiemenbau sind die Kiemen der Tricheliden Trichobranchien, bei Weiterbildung Dendrobranchien (so bei Penaeiden), niemals Phyllobranchien. Für die Ableitung der Eucyphiden von Thalassiniden werden die

Gelenkung der Brustfüße, die breite Ausbildung der zweiten Abdominalpleuren, das Vorhandensein der Stylamblys an den Abdominalfüßen zum Vergleiche herangezogen.

Ohne auf diese Punkte vorläufig näher einzugehen, möchte ich in der Frage der Ableitung der Eucyphiden von Thalassiniden vorerst ein Gegenargument heranziehen, und das ist die Gestalt der Spermien.

Schon in meiner ersten Abhandlung [(8), p. 41], welche die männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden behandelt, habe ich bei der allgemeinen Betrachtung auf die Gestaltverschiedenheit der Dekapodenspermien hingewiesen: »Und zwar sind die Spermatozoen der Verwandten einander ähnlich, und ähneln einander um so mehr, je näher die Tiere verwandt sind und umgekehrt. Es kann somit der für die Samenkörperchen der Vertebraten gemachte Ausspruch R. Wagner's als vollinhaltlich auch für die Spermatozoen der Dekapoden geltend unterschrieben werden: daß ›in den Samentieren sich

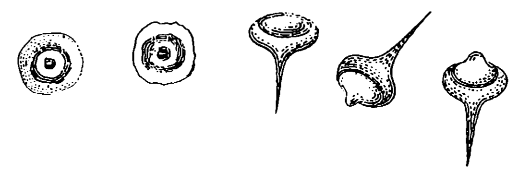


Fig. 1. Spermien von *Solenocera (Penaeus) membranacea.* Etwa (Nach einer Originalzeichnung von Karl Heider.)

immer ein bestimmter Classencharakter ausspricht, und es möglich ist, daß die specifische Verschiedenheit selbst auf die Arten fortgeht‹.«

Herrmann (11) und Koltzoff (13) gelangten später zu einer gleichen Betrachtung.

Für diese Tatsache habe ich in meiner ersten diesbezüglichen Abhandlung und in einer späteren kleinen Mitteilung (9) Angaben gemacht.

Es fehlte mir damals aber die Kenntnis der Spermienformen von Penaeiden, einer Gruppe, die zweifellos den ursprünglichsten rezenten Dekapodentypus repräsentiert.

Ein Penaeidenspermium ist inzwischen durch Koltzoff bekanntgeworden, der ein tingiertes Spermium von *Sicyonia carinata (sculpta)* (Taf. XXIX, Fig. 8) abbildet, doch ist dieses nach der Figurenerklärung noch nicht vollkommen ausgebildet. Gilson (7) gibt an, die Spermien von *Sicyonia sculpta* beobachtet zu haben, ohne aber eine weitere Beschreibung und Abbildung derselben zu geben.

Um Bilder reifer lebender Spermien von Penaeiden zu erhalten, habe ich mich an Herrn Prof. Karl Heider gewendet, der mir auf meine Bitte aus Neapel die nebenstehenden Abbildungen lebender Spermien von *Solenocera (Penaeus) membranacea* und *Sicyonia carinata (sculpta)* zu senden so freundlich war. Ihm sei an dieser Stelle dafür mein bester Dank ausgesprochen.

Die Spermien von *Solenocera (Penaeus) membranacea* (Fig. 1) sind nagelförmig wie die der Eucyphiden, unterscheiden sich aber

von jenen letzterer dadurch, daß ihr ovoid gestalteter Körper in dem dem Fortsatz entgegengesetzten Teile ein stärker lichtbrechendes Gebilde von gleichfalls ovoider oder nach außen sich zuspitzender Form besitzt. Dieses Gebilde erinnert an die Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien. Die Spermien von *Sicyonia carinata (sculpta)* (Fig. 2*a*) besitzen einen mehr länglichen Körper, der stachelförmige Fortsatz ist kürzer. In dem letzteren gegenüberliegenden Teil ist ein kappenförmiger, stärker lichtbrechender Körper zu beobachten. Er dürfte gleichfalls der Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien entsprechen. Veränderte Spermien (Fig. 2*b*) zeigen dieses kappenförmige Gebilde nach oben geöffnet, wodurch dieses Gebilde gewisse Ähnlichkeit mit der Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien gewinnt.

Die Spermien der *Eucyphidea (Carididae)* sind durchwegs nagelförmig. Nur in einem bisher bekannten Falle, bei der ursprüng-

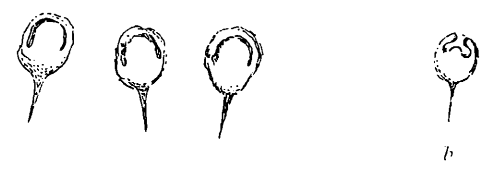


Fig. 2. Spermien von *Sicyonia carinata (sculpta)*. Etwa $^{700}/_{1}$.
(Nach einer Originalzeichnung von Karl Heider.)
a frisch, *b* verändert.

lichen *Pasiphaea sivado*, sind nach meiner erstmaligen Beobachtung (9) außer dem stachelförmigen Fortsatz am Scheibenrande zehn bis zwölf kurze Seitenstrahlen vorhanden, die mit breiter Basis entspringen und in eine feine Spitze auslaufen. Einer Homologisierung dieser Seitenstrahlen mit jenen bei den Spermien der übrigen Dekapoden steht wohl nichts im Wege, wie ich schon damals hinzugefügte. Ein Gebilde, das der Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien entspräche, ist nicht erkennbar.

Wenn wir damit die Spermien bei Thalassiniden vergleichen, so zeigen diese den Typus der strahlenförmigen Spermien. Ich selbst habe die Spermien von *Upogebia litoralis* und *Jaxea nocturna (Calliaxis adriatica)* abgebildet. Die Spermien haben einen etwa halbkugeligen Körper und weisen meist drei kurze Seitenstrahlen auf. Sie sind in ihrer Formgestaltung am ähnlichsten gewissen Brachyurenspermien. Es besteht also keine Übereinstimmung in der Gestalt mit den Spermien der Eucyphiden.

Dahingegen besteht eine gestaltliche Übereinstimmung der Eucyphidenspermien mit den Spermien der Penaeiden, von denen die Eucyphiden meiner Ansicht nach abzuleiten sind, und ich erblicke in dieser Übereinstimmung des Spermientypus einen weiteren Beweis für diese Ansicht. Man müßte sonst annehmen, daß die nagelförmigen Spermien zweimal entstanden sind, wie sich bei der Annahme einer Ableitung der Eucyphiden von Thalassiniden ergeben würde.

In einem Charakter scheinen mir die Penaeidenspermien einen ursprünglicheren Typus aufzuweisen, und zwar in dem Besitze des stärker lichtbrechenden Innengebildes, aus dem sich bei den strahlenförmigen Dekapodenspermien die Kapsel herausgebildet haben dürfte, während bei den Eucyphidenspermien nichts dergleichen bisher beobachtet ist.

Koltzoff vertritt die Anschauung, daß der Stachel der Spermien der *Decapoda Natantia* der umgewandelten Kapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien seinen Ursprung verdankt. Und mit Bezug auf seine Auffassung, daß die Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien morphologisch der Geißel der fadenförmigen Spermien entspricht, gelangt er zu der Ansicht, »daß die Natantia Spermien mit chitinisierter Geißel besitzen«.

Nach den Bildern der Spermien von *Solenocera (Penaeus) membranacea* und *Sicyonia carinata (sculpta)* findet sich aber an dem der Nagelspitze gegenüberliegenden Pole ein Gebilde, das nur der Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien zu vergleichen ist, woraus sich ergibt, daß die Nagelspitze dem Geißelfortsatz der fadenförmigen Spermien gleichzusetzen ist.

Wenn diese Homologisierungen richtig sind, dann entsteht die Frage, wo ein der Chitinkapsel entsprechendes Gebilde bei den Spermien der Eucyphiden zu suchen wäre. Hier kann mangels ausreichender Beobachtungen mehr hypothetisch die Ansicht aufgestellt werden, daß die Anlage der Chitinkapsel sich verflacht und daß damit die breite scheibenförmige Gestalt des Eucyphidenspermiums zusammenhängt. Das Eucyphidenspermium wäre somit, da es sonst in seiner typischen Form mit dem Penaeidenspermium übereinstimmt, eine von diesem abgeleitete spezifische Spermienform, bei der die Kapselbildung rudimentär ist.

Für die hier versuchte Erklärung kann ich auf folgende eigene Beobachtungen (8) (Taf. III, Fig. 10) verweisen. Danach bildet sich bei der Entwicklung des Spermiums von *Leander adspersus (Palaemon rectirostris)* neben dem Kern, gleichwie bei der Anlage der Kapsel des Spermiums von *Potamobius* eine Vakuole aus, die sich aber nicht wie bei *Potamobius* zu einer Kapsel weiterentwickelt, sondern sich einfach verflacht, ohne eine weitere Differenzierung erkennen zu lassen. Sie bleibt wahrscheinlich auch im reifen Spermium erhalten. Später hat Gilson (7) auch diese Vakuole bei der Entwicklung des Spermiums von *Lysmata seticaudata* beschrieben und abgebildet. Sie hat nach Gilson nur eine ephemere Existenz und wird alsbald resorbiert oder platzt; im reifen Spermium ist nach Gilson keine Spur von ihr zu finden.

Anhangsweise möchte ich noch hinzufügen, daß das stärker lichtbrechende Gebilde des Penaeidenspermiums dem Spitzenstück der fadenförmigen Spermien zu vergleichen ist und der stachelförmige Fortsatz dieses Spermiums sowie des Eucyphidenspermiums dem Schwanzfaden der fadenförmigen Spermien entspricht. Es würde somit die Chitinkapsel der strahlenförmigen Dekapodenspermien dem

in ganz eigentümlicher Weise entwickelten Spitzenstück homolog sein. Es stimmt mit dieser Auffassung überein, daß die Kapsel gleich dem Spitzenstück cytoplasmatischen Ursprungs ist und gleich dem letzteren eine mechanische Funktion besitzt.

In dem wesentlich übereinstimmenden Bau der Spermien von Penaeiden und Eucyphiden sehe ich eine wertvolle Stütze für die Ansicht von der Ableitung der Eucyphiden von Penaeiden und vermag somit der Ansicht von Beurlen und Glaessner eines diphyletischen Ursprungs der *Macrura Natantia* nicht beizupflichten.

Für die nähere Zusammengehörigkeit der Penaeiden und Eucyphiden spricht neben anderen Gründen auch das Vorhandensein von Exopoditenrudimenten an den Brustfüßen einiger Eucyphiden, gleich jenen der Penaeiden, wogegen Beurlen und Glaessner von ihrem Standpunkte aus dieses Merkmal nicht als primitives, sondern als »eine sekundäre Anpassung an pelagische Lebensweise, gewissermaßen eine Entwicklungshemmung auf dem Mysisstadium« ansehen.

Was die von Beurlen und Glaessner vertretene Ansicht einer Ableitung der Eucyphiden von primitiven Thalassiniden betrifft, so gründet sich dieselbe auf gewisse bauliche Übereinstimmungen, die bei Eucyphiden und Thalassiniden zu finden sind. Für diese wird sich mit Rücksicht auf die typische Übereinstimmung der Spermien bei Eucyphiden und Penaeiden als Beweis ihrer nahen Verwandtschaft eine andere Beurteilung ergeben.

Es ist schon von vorhinein wahrscheinlicher, daß die freischwimmenden Dekapoden die phylogenetisch älteren sind, wie dies die Penaeiden und die Euphausiiden zeigen. Mit der freischwimmenden Lebensweise hat sich wahrscheinlich auch die spezielle Ausbildung des zweiten Abdominalsegmentes mit die Nachbarsegmente übergreifenden Pleuren bei den Eucyphiden ausgebildet, was auch die Ansicht von Beurlen und Glaessner ist, die dabei auf die noch schwache Ausprägung der zweiten Abdominalpleuren bei den jurassischen Formen *(Blaculla, Hefriga, Udorella)* hinweisen. Möglicherweise hängt aber meiner Ansicht nach, in Übereinstimmung mit Ortmann, diese Verbreiterung der zweiten Abdominalpleuren auch mit der Brutpflege zusammen. Wenn die beiden ersten Abdominalsegmente bei einigen Thalassiniden eine ähnliche Ausbildung wie bei Eucyphiden zeigen, so ist dieselbe mit Rücksicht auf die durch die Spermien erwiesene nähere Verwandtschaft der Eucyphiden mit den Penaeiden als selbständig bei Thalassiniden entstanden zu beurteilen.

Nicht anders steht es mit der von Beurlen und Glaessner zum Vergleich herangezogenen Stylamblys. Die bei Eucyphiden stets vorhandene Stylamblys ist eine Einrichtung, die sich gewiß mit der freischwimmenden Lebensweise ausgebildet hat als eine vorteilhafte feste Verbindung der Abdominalfüße eines Paares. Solche Bindungen der Abdominalfüße durch eine Stylamblys kommen schon an den vorderen zum Schwimmen dienenden Abdominalfüßen der altertümlichen Leptostraken *(Nebalia)* und der Stomatopoden sowie bei

Euphausiiden vor, sind also bei den Malacostraken eine alte Einrichtung. Wenn sich bei einigen Thalassiniden eine Stylamblys findet, so ist dieses Vorkommen von freischwimmenden Formen abzuleiten, wie denn auch das Fehlen der Stylamblys bei einer Anzahl von Thalassiniden auf einen Rückgang dieser Bildung hinweist. Die Stylamblys ist hier als eine von freischwimmenden Stammformen ererbte Einrichtung zu verstehen.

Was die Kiemen betrifft, so spricht gegen die Herleitung der Eucyphiden von Penaeiden, die sonst angenommen wird, nach Beurlen und Glaessner der Kiemenbau, da in der von ihnen aufgestellten Gruppe der *Trichelida* (die *Penaeidea, Astacura* und *Stenopidea* umfassend) Trichobranchien sich finden, nur bei der *Penaeidea* Dendrobranchien, die von Beurlen und Glaessner als Weiterbildung der Trichobranchien angesehen werden, aber niemals Phyllobranchien, die für die Eucyphiden charakteristisch sind und sich dann nur bei den höher differenzierten Dekapoden finden. Ohne auf die verschiedenen Ansichten einzugehen, welche Grundform der Kiemen als ursprünglichste anzusehen ist, möge hier nur erwähnt werden, daß Trichobranchien leicht in Phyllobranchien übergehen, wie nach Huxley (12) und Claus (6) die Form der Kiemen von *Axius* und *Thalassina* zeigt, die deshalb besonderes Interesse beansprucht, da sie die Trichobranchien dem Phyllobranchientypus näher führt. Darin ist aber nicht der Beweis gegeben, daß die Phyllobranchien der Eucyphiden gerade aus den Trichobranchien der Thalassiniden abzuleiten sind. Es ist viel wahrscheinlicher, daß sich die Phyllobranchien der Eucyphiden von Trichobranchien, die sich auch bei den den Penaeiden zunächst stehenden Stenopiden finden, ausgebildet haben.

Was die ähnliche Gelenkung an den Brustfüßen der Thalassiniden und Eucyphiden anbelangt, auf die Beurlen und Glaessner hinweisen, so möchte ich dieselbe nur als Anpassungserscheinung werten.

Die Thalassinidenentwicklung zeigt gewissen Anschluß an die Entwicklung der Eucyphiden. Die *Zoëa*-Larven ersterer schließen sich in der Körperform den Eucyphidenlarven an. In der weiteren Entwicklung tritt ein deutliches Mysisstadium auf. Anderseits zeigt die Metamorphose der Thalassiniden einen Übergang zur Entwicklung der Anomuren und Brachyuren. Mit dieser teilweisen Übereinstimmung der Larven der Thalassiniden mit jener der Eucyphiden wird aber kaum eine nähere verwandtschaftliche Beziehung genügend zu begründen sein.

Daß die Eucyphiden ein jüngerer Stamm der *Macrura Natantia* sind als die Penaeiden, ist gewiß richtig. Wenn aber Eucyphidenreste erst aus dem Malm bekannt und dürftig sind, während Reste der Thalassiniden weiter zurückverfolgt werden können, so läßt sich daraus, so wertvoll die paläontologische Urkunde auch ist, noch nicht schließen, daß Eucyphiden nicht schon weit früher aufgetreten waren. Die ersten Eucyphiden sind gewiß kleine zarte Krebse gewesen, die einer Erhaltung als Fossile nicht günstig waren.

Zusammenfassend gelange ich somit zu dem Schlusse, daß eine Ableitung der Eucyphiden von Thalassiniden keine genügende Stütze besitzt, daß das von mir vorgebrachte Argument, die Form der Spermien nur den Anschluß an die Penaeiden gestattet, ein diphyletischer Ursprung der *Macrura Natantia* nicht als begründet angesehen werden kann. Gewisse bauliche Übereinstimmungen zwischen Eucyphiden und Thalassiniden können kaum auf nähere verwandtschaftliche Beziehungen beider bezogen werden. In der eigentümlichen Spermienform mit Seitenstrahlen von *Pasiphaea sivado*, einer primitiven Eucyphide, ließe sich eine Anknüpfung an die strahlenförmigen Spermien der Thalassiniden finden. Noch leichter ist, wie hier hinzugefügt sein möge, die Ableitung der Thalassinidenspermien von den Spermien der Nephropsiden. Nach Boas (3) werden die Thalassiniden von Homariden abgeleitet, und nach Ortmann (14) sind die Thalassiniden spezialisierte Nephropsiden. Auch nach Bouvier's (5) Ansicht schließen sich die Thalassiniden enge den Homariden an. Desgleichen erscheinen in den von Borradaile (4) und Balss (1) aufgestellten Stammbaumschemen die Thalassiniden von den *Astacura* abgezweigt.

Hier sei noch die Frage aufgeworfen, ob nicht unter den rezenten Dekapoden in den *Stenopiden* Reste von Stammformen der Eucyphiden zu erblicken sind. Nach Ortmann zeigen die Stenopiden nahe Beziehungen zu den Penaeiden, doch weichen sie in gewissen Merkmalen (Kiemen, erstes Abdominalsegment) ab und nähern sich den primitivsten Formen der *Reptantia*. »Es dürfte unzweifelhaft sein, daß sie den gemeinsamen Stammformen der Natantia und Reptantia unter den lebenden Dekapoden am nächsten stehen« und die Nephropsiden zu den Stenopiden gewisse Beziehungen zeigen. Nach Borradaile ist die Stellung der Stenopiden sehr zweifelhaft, doch ist er der Ansicht, daß die Stenopiden keine Verwandtschaft zu den Eucyphiden besitzen und verweist zugleich auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Penaeiden und niederen *Reptantia*, die sich die Wage halten. Auch Gurney (10) scheint nach dem Bau des ausgebildeten Tieres *Stenopus* keine verwandtschaftliche Beziehung zu den Eucyphiden zu haben, sondern eine Stellung zwischen Penaeiden und Homariden einzunehmen; nach der Entwicklung aber müsse *Stenopus* zu der *Reptantia* gestellt werden und habe seine nächsten Verwandten in den Laomedeiden und den höheren Anomuren.

Die Stenopiden, die den Penaeiden jedenfalls sehr nahe stehen, stimmen mit Eucyphiden in einigen Punkten überein; ihre Kiemen sind nicht Dendrobranchien wie bei den *Penaeidea*, sondern Trichobranchien, von denen die Phyllobranchien der Eucyphiden leicht ableitbar sind; sie besitzen kein Petasma, das sonst den *Penaeidea* zukommt, und haben Brutpflege wie die Eucyphiden. Die Spermien von *Stenopus* sind meines Wissens bisher nicht bekannt, ihre Kenntnis wäre von großem Interesse. In der Entwicklung von *Stenopus* geht aus einem Protozoëastadium eine Zoëa hervor, welche die Charaktere

der Eucyphidenzoëa aufweist. Stenopiden sind nach Beurlen und Glaessner fossil nicht bekannt. Auch ein Beweis für die Lückenhaftigkeit der paläontologischen Urkunde der *Macrura Natantia.*

Nach allem Vorgebrachten läßt sich für die Stenopiden und Nephropsiden mit Thalassiniden sowie möglicherweise auch für die Eucyphiden auf einen gemeinsamen Ursprung schließen. Vielleicht sind die Stenopiden als den ursprünglichsten rezenten dekapoden Crustaceen, den *Penaeidea,* am nächsten stehend, Reste solcher gemeinsamer Stammformen, von denen sich die Eucyphiden einerseits, die Nephropsiden und Thalassiniden in gemeinsamer Wurzel anderseits ableiten.

Literatur.

1. Balss H., *Decapoda.* Handbuch der Zoologie, Bd. III, 1926—1927
2. Beurlen K. und Glaessner M. F., Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Systematik, Ökologie u. Geographie der Tiere, Bd. 60, 1930.
3. Boas J. E. V., Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. Vidensk. Selsk. Skrifter, Kjöbenhavn 1880.
4. Borradaile L. A., On the Classification of the Decapod Crustaceans. Ann. Mag. nat. hist., 1907.
5. Bouvier E. L., Crustacés décapodes (Macroures marcheurs) provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse-Alice. Résultats des Camp. scientif. accomplis sur son yacht par Albert I. Prince de Monaco, 1917, p. 117.
6. Claus C., Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arbeit. Zoolog. Inst. Wien, Bd. VI, 1886.
7. Gilson G., Étude comparée de la Spermatogénèse chez les Arthropodes. La Cellule, t. II, 1886.
8. Grobben C., Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden nebst vergleichenden Bemerkungen über die der übrigen Thoracostraken. Arbeit. Zoolog. Inst. Wien, Bd. I, 1878.
9. Grobben K., Zur Kenntnis der Dekapodenspermien. Ebenda, Bd. XVI, 1906.
10. Gurney R., Decapod Larvae. British antarctic (Terra Nova) expedition. Zool., vol. VIII, No. 2, London 1924.
11. Herrmann G., Notes sur la structure et le développement des Spermatozoïdes chez les Décapodes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique, t. XXII, 1890.
12. Huxley T. H., On the Classification and the Distribution of the Crayfishes. Proceed. Zoolog. Soc., London 1878.
13. Koltzoff N. K., Studien über die Gestalt der Zelle. 1. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden usw. Arch. f. mikrosk. Anst., Bd. LXVII, 1906.
14. Ortmann A., Das System der Decapodenkrebse. Zool. Jahrb., IX, 1897.